Zur Fortpflanzungsbiologie einiger Vögel in der Namib[1])

Von KLAUS IMMELMANN und GERTRUD IMMELMANN, Braunschweig

Einleitung

Im Rahmen eines mehrmonatigen Forschungsaufenthaltes im südlichen Afrika ergab sich die Gelegenheit zu einem kurzen Besuch in der Namib. In Begleitung von Dr. Gordon L. Maclean, University of Natal, Pietermaritzburg, fuhren wir am 17. Oktober 1965 von unserem damaligen Standquartier, dem Kalahari National Gemsbok Park an der Grenze zwischen Süd- und Südwestafrika, zur Namib Desert Research Station in Gobabeb, etwa 70 Meilen südöstlich von Walvis Bay (23° 34' S, 15° 3' E). Am 23. Oktober kehrten wir in die Kalahari zurück.

Aktueller Anlaß für die Fahrt waren Regenfälle im Gebiet um Gobabeb, die am 29. September insgesamt 12 mm Niederschlag brachten, während der durchschnittliche Jahresniederschlag hier etwa 5 mm beträgt. Beobachtungen und histologische Gonadenuntersuchungen sollten die Frage klären, in welcher Weise die außergewöhnlich ergiebigen Niederschläge das Verhalten und den Keimdrüsenzustand der Namibvögel beeinflußt hatten.

Über die Brutzeiten der Vögel in der eigentlichen Namib liegen erst sehr wenige und zum Teil widersprüchliche Einzelbeobachtungen (vgl. z. B. Hoesch und Niethammer 1940, Hoesch 1958, Prozesky 1963), über die Umweltfaktoren, die das Fortpflanzungsgeschehen beeinflussen können, offenbar noch gar keine Angaben vor.

Unserem Freund Dr. Gordon Maclean möchten wir auch an dieser Stelle für seine Kameradschaft und seine viele Hilfe während der Fahrt danken. Herrn Dr. N. J. van der Merwe vom National Parks Board of Trustees, Pretoria, gebührt Dank, daß er uns über die Regenfälle in der Namib sofort über Funk in Kenntnis gesetzt hat, und Herrn Dr. C. Koch danken wir für die freundliche Aufnahme in der Namib Desert Research Station.

Beobachtungen und Gonadenuntersuchungen

Das Gebiet um Gobabeb umfaßt drei Landschaftstypen: die nahezu völlig vegetationslosen großen Wanderdünen, die ebenfalls vorwiegend kahlen und nur stellenweise mit spärlicher Vegetation bestandenen Steinflächen (gravel flats) und das breite, baumbestandene Bett des Kuiseb River (genaue Beschreibung s. bei Logan 1960, Giess 1962, Willoughby und Cade 1967).

In der eigentlichen Wüstenlandschaft, d. h. im Gebiet der Sanddünen und Steinflächen beobachteten wir 2 Vogelarten, die Namiblerche (*Ammomanes grayi)* und den Oranjeschmätzer (*Cercomela tractrac*). *Ammomanes grayi*

[1]) Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

trafen wir in kleinen Flügen von 5 bis 10 Individuen. Die Tiere ließen keinerlei Anzeichen von Fortpflanzungsverhalten erkennen. Sie befanden sich ausnahmslos in starker Groß- und Kleingefiedermauser. — Zwei gesammelte ♂ zeigten Kleingefiedermauser am ganzen Körper, erneuerten jeweils die 7. Handschwingen und vermauserten die Schwanzfedern. Die Hoden beider ♂ bildeten sich gerade zurück, maßen noch 3 mm und befanden sich kurz vor dem Höhepunkt der Regenerationsphase: Reste von postnuptialen Lipoiden und abgestoßenen Keimzellen in den Tubuli contorti, kleine Spermatogonien am Rande der Tubuli, regenerierendes Interstitium, dicke und schwammige Tunica albuginea. Der Mageninhalt bestand in beiden Fällen aus einer geringen Anzahl winziger Samenkörner.

Ein gänzlich anderes Bild bot *Cercomela tractrac*. Wir fanden die Tiere stets paarweise und beobachteten mehrere Paare beim Nestbau. Auch die nicht bauend angetroffenen Paare waren ortstreu und verteidigten Reviere. Ein gesammeltes ♂ hatte große, runde Hoden (5,1 × 5,1 mm), deren Tubuli freie Spermien in großer Zahl enthielten (Abb. 1). Das Gefieder machte einen relativ frischen Eindruck, Mauserzeichen waren nicht erkennbar. Der Mageninhalt bestand ausschließlich aus Insektenresten, unter denen einige Wanzen erkennbar waren.

Neben den beiden genannten Singvogelarten beobachteten wir einzelne Ohrengeier (*Torgos tracheliotus*) und stellten mehrere besetzte Horste fest. Der einzige uns zugängliche Horst enthielt einen fast flüggen Jungvogel.

Alle übrigen Vogelarten waren ausschließlich auf das Flußbett und dessen unmittelbare Nachbarschaft beschränkt. Obwohl der Kuiseb River nur

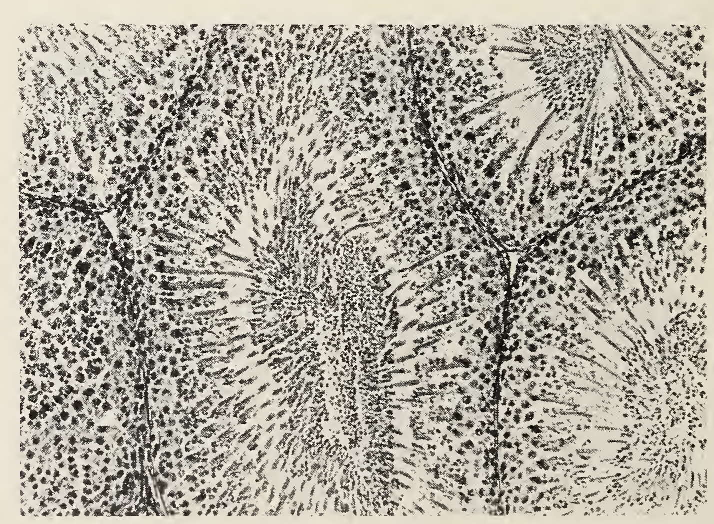


Abb. 1. *Cercomela tractrac*. Reifer Hoden: Lumina der Tubuli contorti gefüllt mit freien Spermien. H.-E.-Färbung 6 μ.



Abb. 2. *Pycnonotus nigricans.* Stadium 3 der Hodenentwicklung: Spermatogonien an den Rändern der Tubuli, einzelne Spermatocyten zur Mitte hin; Leydigsche Zellen im Interstitium. H.-E.-Färbung, 6 μ.

nach den sehr seltenen und unregelmäßigen Regenfällen jeweils für einige Tage oder Stunden Wasser führt, ermöglicht der hier verhältnismäßig hohe Grundwasserspiegel das Gedeihen eines stellenweise einige 100 m breiten, lockeren „Galeriewaldes", der hauptsächlich aus hohen Akazien (zumeist *Acacia albida* und *A. giraffae*) besteht und einen Unterwuchs aus mehreren Straucharten aufweist (Einzelheiten s. bei Logan 1960, Prozesky 1963, Willoughby und Cade 1967). Die Bewohner der Galeriewälder differierten hinsichtlich ihrer Fortpflanzungsaktivität zur Zeit unserer Beobachtungen nicht unbeträchtlich[1]):

Stigmatopelia senegalensis: Mehrere selbständige und unselbständige Jungvögel verschiedenen Alters.

Oena capensis: dto.; außerdem Balzflüge und Nestbau.

Colius colius: Die am Kuiseb River sehr häufigen Mausvögel trafen wir stets in Gruppen von ca. 4 bis 10 Individuen. Diese soziale Lebensweise ist nach Rowan (1967) für alle südafrikanischen *Colius*-Arten während des ganzen Jahres typisch, läßt also keinerlei Rückschlüsse auf den Stand des Keimdrüsenzyklus zu. Bei einigen der Gruppen stellten wir gemeinsamen Nestbau fest, andere fütterten ausgeflogene Jungvögel.

Upupa africana: Alle beobachteten ♂ riefen und waren offensichtlich ortstreu.

Rhinopomastus cyanomelas: 1 Nest mit Jungen unbekannten Alters.

Tricholaema leucomelas: 1 Nest mit Jungen unbekannten Alters.

Pycnonotus nigricans: Ein Paar fütterte ausgeflogene Junge. Alle übrigen Tiere befanden sich in starker Groß- und Kleingefiedermauser. Die Hoden von 2 gesammelten ♂ maßen 1,7 × 2,7 mm und 1,8 × 2,8 mm und befanden sich auf Stadium 3

[1]) In der Numerierung der einzelnen Stadien des Hodenzyklus folgen wir Blanchard (1941). Dort findet sich eine detaillierte Beschreibung des histologischen Bildes aller Stadien.

bzw. 3—4 des Hodenzyklus: Spermatogonien und vereinzelt Spermatocyten, z. T. in Synapsis; Leydigsche Zellen in den „Ecken" zwischen den Tubuli (Abb. 2). Mageninhalt: Insektenreste und Beeren.

Trotz der starken Mauser und der noch relativ wenig entwickelten Gonaden waren alle beobachteten Individuen verpaart und ortstreu. Die ♂ ließen häufig ihren Gesang hören, und zwischen den Partnern waren verschiedene Verhaltensweisen häufig zu beobachten, die wahrscheinlich zum Festigen des Paarzusammenhaltes beitragen (Verbeugungen, Gefiederkraulen, Kontaktsitzen).

Cercomela familiaris: 2 Paare beim Nestbau, davon ein Nest fast vollendet.

Acrocephalus baeticatus: 1 ♂ in vollem Gesang in einem kleinen Schilfbestand.

Parisoma subcaeruleum: Bei dieser relativ häufigen Vogelart konnten wiederholt Balz, Kopulation und Nestbau beobachtet werden. Die ♂ waren in vollem Gesang, alle Tiere waren verpaart und ortstreu. Ein Paar wurde gesammelt: Das Gefieder des ♀ war stark abgetragen, zeigte aber keine Mauseranzeichen, das ♂ erneuerte beidseitig die 4. Handschwinge. Gonaden vergrößert (♀: Ovar 6,1 mm, größter Follikel 1,4 mm; ♂: Hoden 3,8 × 4,7 mm, gebündelte Spermien in den Tubuli und freie Spermien in deren Lumina). Mageninhalt: Beeren und Insektenreste.

Batis pririt: 1 Nest mit Eiern, 1 Nest mit mehrtägigen Jungen.

Lamprocolius nitens: Die meisten Individuen dieser extrem häufigen Art wanderten in Schwärmen umher. Alle gesammelten ♂ hatten völlig inaktive Gonaden (Stadium 1: Tubuli nur mit Spermatogonien, Interstitium reich entwickelt, Leydigsche Zellen jedoch nicht erkennbar, Tunica dick und schwammig, Abb. 3) und zeigten bei frisch vermausertem Großgefieder starke Kleingefiedermauser. Einzelne Paare wurden jedoch beim Nestbau beobachtet, ein fertiges, noch leeres Nest und ein Nest mit Jungen wurden gefunden. Mageninhalt: ausschließlich Beeren.

Cinnyris fuscus: Die ♂ begannen gerade mit der Mauser vom Ruhe- ins Brutkleid und zeigten starke Großfiedermauser. Ein gesammeltes ♂ erneuerte beidseitig die 8. und 9. Handschwinge. Trotzdem war der Gesang bereits häufig und voll entwickelt. Hoden 2,2 mm (Histologisches Bild infolge eines Fixierungsfehlers nicht mehr erkennbar). Mageninhalt: Insektenreste, grüne Blattspitzen.

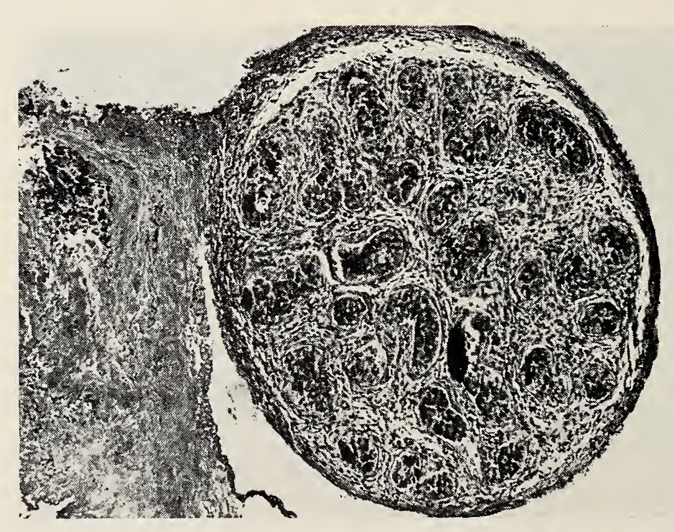


Abb. 3. *Lamprocolius nitens.* Inaktiver Hoden (Stadium 1): Reich entwickeltes Interstitium, Tubuli kollabiert und nur mit Spermatogonien an den Rändern. H.-E.-Färbung, 6 μ.

Zosterops pallidus: Brillenvögel trafen wir fast ausschließlich in kleinen umherwandernden Schwärmen. Nur in wenigen Fällen waren Paare einzeln und ortstreu, dabei konnte einmal eine Balz beobachtet werden. Ein Paar wurde gesammelt: Das ♀ zeigte frisches Großgefieder und letzte Reste der Kleingefiedermauser. Das ♂ erneuerte beidseitig die 4. und 5. Handschwinge und befand sich in starker Kleingefiedermauser. Ovar: 4,7 mm; Hoden 2,1 × 3,8 mm. Mittlerer Reifezustand (Stadium 4—5: Zentrum der Tubuli von zahlreichen Spermatocyten in Synapsis erfüllt. Interstitium bildet sich zurück). Mageninhalt ausschließlich Beeren (zumeist *Salvadora ebenasi*).

Passer melanurus: Kapsperlinge gehörten zu den häufigsten Vogelarten am Kuiseb River. Die Tiere ließen nahezu alle erdenklichen Stadien des „Jahreszyklus" erkennen: Wir fanden nestbauende Paare, frische Gelege, Nester mit Jungen, Jungvögel aller Altersgruppen vor und in der Jugendmauser und mausernde sowie frisch vermauserte Altvögel, die sich zu kleinen Gruppen von 5 bis 20 Individuen zusammengeschlossen hatten.

Von neun gesammelten Individuen war das Gefieder bei einem Exemplar relativ alt und bei 5 Exemplaren offenbar frisch vermausert, während die übrigen verschiedene Stadien der Groß- und Kleingefiedermauser zeigten. Unter den frisch vermauserten Individuen befand sich das einzige gesammelte ♂. Seine Hoden maßen 5,7 × 7,6 mm. Die Tubuli enthielten große Mengen gebündelter Spermien und die ersten freien Spermien in den Lumina. Das Tier stand offenbar kurz vor der ersten Kopulation. Der Mageninhalt der gesammelten Individuen bestand ausschließlich aus grünen und reifen Pflanzensamen.

Ploceus velatus: Alle ♂ waren im Brutkleid, mehrere wurden beim Nestbau beobachtet. Von den in überaus großer Zahl vorhandenen frischen Nestern konnten 7 kontrolliert werden. Davon enthielten 2 Nester bebrütete Gelege, und in 2 weiteren befanden sich frisch geschlüpfte Jungvögel; die übrigen waren leer.

Serinus atrogularis: Alle beobachteten ♂ waren in vollem Gesang. Die meisten Tiere trafen wir paarweise oder in Gruppen von 2 bis 4 Paaren. Mehrfach wurden Nestwarnrufe gehört; direkte Brutnachweise fehlen jedoch.

Vier gesammelte Exemplare (3 ♂, 1 ♀) hatten relativ frisch vermausertes Groß- und Kleingefieder. Die Hoden maßen 3,6 × 4,2; 3,6 × 3,7 und 3,8 × 4,8 mm. Ihr histologisches Bild ist schwer zu beurteilen: In den Tubuli contorti aller drei ♂ fanden sich vereinzelte reife Spermien, in einigen Tubuli auch noch wenige Spermienbündel. Damit boten die Zentren der Tubuli insgesamt das typische Bild für das Ende einer Brutzeit. An den Rändern jedoch zeigten sich Spermatocyten in mehrfacher Lage und vereinzelt Spermatiden, so daß hier das Bild eines heranreifenden Hodens erkennbar war (Abb. 4). Vielleicht hatten die Tiere gerade eine Brutzeit beendet, waren aber durch die Niederschläge zu einer sofort folgenden neuerlichen Keimdrüsenreifung angeregt worden. — Mageninhalt wie *Passer melanurus.*

Diskussion

Regelmäßige klimatologische Messungen werden im Beobachtungsgebiet erst seit wenigen Jahren — seit der Gründung der Forschungsstation — durchgeführt. Sie zeigen, daß die jährliche Niederschlagsmenge etwa 5 mm beträgt und daß eine leichte Häufung der Niederschlagswahrscheinlichkeit in den Sommermonaten (etwa Dezember bis Februar) besteht. Die Regenfälle vom 29. 9. 1965 müssen daher als außergewöhnlich ergiebig und sehr frühzeitig angesehen werden. Über ihren Einfluß auf die Fortpflanzungsaktivität der im Gebiet um Gobabeb vorkommenden Vogelarten lassen sich folgende Aussagen treffen:

Die 3 auf den Sanddünen und Steinflächen beobachteten Arten verhalten sich offensichtlich recht unterschiedlich. *Torgos tracheliotus* scheint unab-

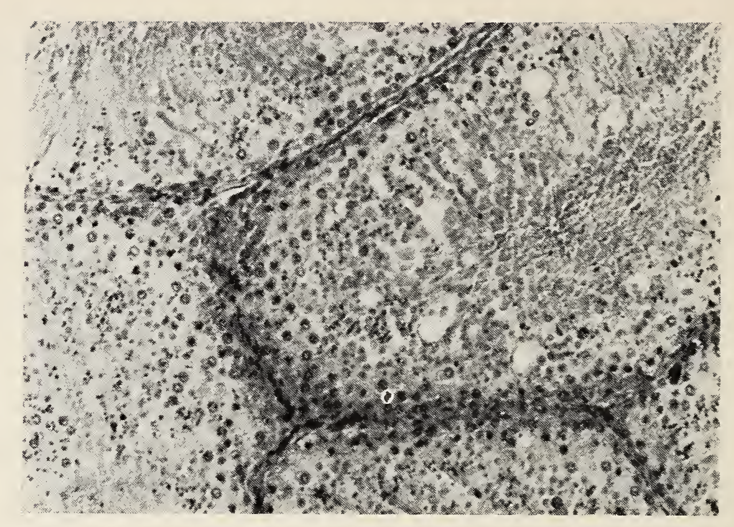


Abb. 4. *Serinus atrogularis*. Der Querschnitt durch die Tubuli zeigt ein uneinheitliches Bild: im Zentrum (noch?) vereinzelt freie Spermien und abgestoßene Spermatiden, an den Rändern heranreifende Spermatocyten, z. T. in Synapsis, und einzelne Spermatidenbündel. H.-E.-Färbung, 6 μ.

hängig von den herrschenden Niederschlagsverhältnissen auch in der Namib — wie in anderen Teilen des südlichen Afrika (vgl. Maclean 1960, McLachlan und Liversidge 1963) — jeweils in den Wintermonaten zu brüten und nicht unmittelbar von Regenfällen beeinflußt zu werden, worin er den Geiern und Greifvögeln anderer Tropen- und Subtropengebiete entspricht (vgl. Moreau 1950).

Die Namiblerche *Ammomanes grayi*, die sich vorwiegend von Samen ernährt, läßt ebenfalls keinen Regeneinfluß erkennen. Die Tiere befanden sich in einer auf die Brutzeit folgenden Mauser- und Regenerationsperiode und waren durch die Niederschläge nicht zu neuerlicher Fortpflanzungsaktivität angeregt worden. Nach Willoughby (mdl.) hatte die Art hier in den vorausgegangenen Monaten gebrütet. Da die letzten Niederschläge vor dem Septemberregen bereits 9 Monate zurücklagen (Januar 1965), kann für diese Fortpflanzungsperiode ebenfalls kaum ein direkter Regeneinfluß angenommen werden.

Einen deutlichen Einfluß der Niederschläge läßt dagegen der insektenfressende Oranjeschmätzer *Cercomela tractrac* vermuten, bei dem alle beobachteten Individuen 18 Tage nach dem Regen mit dem Fortpflanzungszyklus begonnen hatten (Revierbesitz, Nestbau, reife Spermien).

Diese Unterschiede weisen darauf hin, daß das Fortpflanzungsgeschehen bei *Cercomela* offenbar strenger an Niederschläge gebunden ist als bei *Ammomanes*. Das hängt möglicherweise damit zusammen, daß die Häufig-

keit der Insekten nach Regenfällen jeweils sprungartig ansteigt, während sich das Angebot an Körnernahrung nicht so rasch und nicht so drastisch verändert. Die bisher vorhandenen Literaturangaben geben keine Aufschlüsse über die Brutperiodik der beiden Arten. Für *Cercomela* liegen u. W. keine weiteren Brutdaten vor, und bei *Ammomanes* sind die Gonadenbefunde der in verschiedenen Jahren von mehreren Sammlern erbeuteten Exemplare (Übersicht bei Niethammer und Wolters 1966) von Jahr zu Jahr genauso unterschiedlich wie die wenigen Brutnachweise und -vermutungen (Januar: Hoesch 1958, Sommermonate: Macdonald 1957; Mai: Prozesky 1963; Juli: McLachlan und Liversidge 1963; August-September: Willoughby mdl.). Derart weit gestreute Brutdaten könnten zu der (von Niethammer und Wolters l. c. ausgesprochenen) Vermutung Anlaß geben, daß die Art unabhängig von der Jahreszeit jeweils nach Regenfällen brütet.

Unsere eigenen Beobachtungen zeigen jedoch, daß das zumindest nicht immer der Fall ist, sondern daß offensichtlich auch andere Faktoren einen Brutzyklus auslösen können. Die ungleichmäßige Verteilung beweist allerdings gleichzeitig, daß alle sich regelmäßig im Jahreszeitenverlauf ändernden Faktoren (z. B. Temperatur) zumindest für sich allein keinen entscheidenden Einfluß ausüben dürften. Inwieweit die von Hoesch (1958) vermuteten jahreszeitlichen Wanderungen von *Ammomanes* das Bild zusätzlich komplizieren, bleibt ebenfalls durch weitere Untersuchungen zu klären.

Außerhalb der eigentlichen Sanddünen- und Steinflächenlandschaft der Namib ergibt sich für die unmittelbar am Kuiseb River vorkommenden Vogelarten für das Fortpflanzungsgeschehen folgendes Bild: Von den 17 Arten, für die Gonadenuntersuchungen und/oder Brutnachweise und Beobachtungen über das Fortpflanzungsverhalten vorliegen, haben 6 mit Sicherheit vor den bei unserer Ankunft 18 Tage zurückliegenden Regenfällen bereits gebrütet (*Stigmatopelia, Oena, Colius, Rhinopomastus, Pycnonotus, Passer*). Bei 4 weiteren Arten hatten zumindest einzelne Paare wahrscheinlich ebenfalls vor den Niederschlägen zu legen begonnen oder müssen sich zumindest auf einem Stadium fortgeschrittener Gonadenaktivität befunden haben (*Tricholaema, Batis, Lamprocolius, Ploceus*).

Es verbleiben somit nur 7 Arten, für die ein Einfluß der Regenfälle auf den Brutbeginn möglich (aber selbstverständlich nicht erwiesen) ist (*Upupa, Cercomela familiaris, Acrocephalus, Parisoma, Cinnyris, Zosterops, Serinus*). Ob und auf welchem Stadium der Gonadenentwicklung die Niederschläge vom 29. September hier tatsächlich im Sinne eines Zeitgebers für den Brutbeginn gewirkt haben, kann erst dann weiter diskutiert werden, wenn vergleichende Beobachtungen nach anderen Niederschlagsperioden gesammelt worden sind. Das gleiche gilt für diejenigen Individuen der beiden erstgenannten Gruppen, deren Gonadenreifung zur Beobachtungszeit gerade erst begonnen hatte und daher ebenfalls durch die Regenfälle ausgelöst sein könnte. Schließlich haben die Niederschläge möglicherweise auch bei *Serinus*

atrogularis eine neuerliche Keimdrüsenreifung ausgelöst, obwohl die Art gerade eine (mit Sicherheit ohne vorausgegangene Regenfälle begonnene) Brutzeit abgeschlossen hatte (S. 333).

Insgesamt zeigt es sich, daß der Einfluß der außergewöhnlich frühen und ergiebigen Niederschläge im Sinne eines Zeitgebers für ein Wüstengebiet erstaunlich gering gewesen ist. Von den 3 Arten der Sanddünen und Steinflächen wurde nur eine, von den 17 Arten am Kuiseb River wurden höchstens 7 in ihrer Fortpflanzungsperiodik vom Regen beeinflußt. Das steht im Gegensatz zu vergleichbaren Klimagebieten in Zentralaustralien, wo die unregelmäßigen Regenfälle bei den meisten Vogelarten sofortigen Brutbeginn auslösen (Keast und Marshall 1954; Immelmann 1963) und in Westaustralien, wo Niederschläge außerhalb der normalen Regenzeit ebenfalls sofort zu einer außerplanmäßigen Brutzeit führen (Serventy und Marshall 1957). Eine vergleichsweise geringere Zeitgeber-Bedeutung des Regens wurde bereits für ein weiteres Trockengebiet Südafrikas, die Kalahari, nachgewiesen (Immelmann 1968). Wie in der Kalahari, so hängt wahrscheinlich auch in der Namib der relativ geringe Regeneinfluß mit der Tatsache zusammen, daß das Nahrungsangebot für die meisten Vogelarten hier nicht so unmittelbar nur vom Regen, sondern darüber hinaus auch von anderen Faktoren beeinflußt wird. Ein solcher Faktor sind wahrscheinlich die ansteigenden Temperaturen im Frühjahr, die einen neuen Laubtrieb der Bäume und Sträucher am Kuiseb River und damit eine rasche Verbesserung des Insektenangebotes zur Folge haben. Das kann in manchen Jahren möglicherweise zu einer mehr oder minder regenunabhängigen Konzentration der Fortpflanzung in den Frühjahrsmonaten führen. Die bisherigen Befunde sprechen für eine solche Deutung: Während nach unseren Beobachtungen im August bis Oktober 1965 die Mehrzahl der Vogelarten gebrütet hat, konnten Macdonald (1957) im Herbst (März) 1950 im gleichen Gebiet keinerlei und Prozesky (1963) im Herbst (Mai) 1959 und Sommer (Januar) 1960 fast keine Brutaktivität feststellen. Prozesky (briefl.) traf *Corvus albus* im Oktober 1967 brütend und *Pycnonotus nigricans* Anfang Dezember beim Nestbau. Allerdings ist es ebenfalls möglich, daß Ausmaß und genauer Zeitpunkt des Laubtriebes und des Insektenangebotes ihrerseits auch vom Grundwasserspiegel und damit wiederum von eventuellen Niederschlägen in den vorausgegangenen Monaten abhängen.

Wie stark die Fortpflanzung bei der Frühjahrsbrut durch Umweltfaktoren kontrolliert wird und welche Zeitgeber eine Rolle spielen (Tageslänge, Temperatur, Veränderungen im Landschaftsbild), bleibt im Augenblick noch genauso ungeklärt wie die Frage, ob in anderen Jahren auch Regenfälle die Brutzeit stärker beeinflussen können.

Verschiedene Tatsachen, insbesondere die große individuelle, jährliche und örtliche Variabilität in der Brutzeit verschiedener Vogelarten, weisen darauf hin, daß übermächtige Zeitgeber im Beobachtungsgebiet jedoch insgesamt eine sehr geringe

und die endogene Periodik dafür eine größere Rolle zu spielen scheinen. Die individuelle Variabilität war bei *Oena capensis* und *Passer melanurus* besonders groß. Bei beiden Arten beobachteten wir gleichzeitig alle Stadien des Fortpflanzungszyklus (S. 331 ff.). Die zahlreichen noch unausgefärbten Jungvögel lassen außerdem vermuten, daß einzelne Paare schon vor Wochen bzw. Monaten zu brüten begonnen hatten. Eine ähnliche Situation fanden wir bei *Colius, Pycnonotus* und *Lamprocolius:* Bei diesen Arten hatte die Mehrzahl der Individuen inaktive Gonaden und zeigte Schwarmverhalten, während jeweils einzelne Paare brüteten oder Junge fütterten. Jährliche Unterschiede ergeben sich durch den Literaturvergleich hauptsächlich für *Ammomanes grayi,* bei der sich zwar zur Beobachtungszeit alle Individuen annähernd auf dem gleichen Stadium (Regenerationszeit) zu befinden schienen, die aber in anderen Jahren zu anderen und z. T. sehr verschiedenen Zeiten brütend gefunden wurde (S. 335).

Örtliche Unterschiede in der Lage der Brutzeit sind schließlich für viele Arten durch den Vergleich der Namibbeobachtungen mit den Brutdaten aus anderen Gebieten Südwestafrikas erkennbar (vgl. Hoesch und Niethammer 1940, Macdonald 1957, Maclean 1960, McLachlan und Liversidge 1963 u. a.). Auch unsere eigenen Beobachtungen im Kalahari Gemsbok Park (Immelmann 1968) zeigen trotz ähnlicher Klimabedingungen teilweise erhebliche Unterschiede. So hatte *Cercomela familiaris* in der Kalahari bereits ausgeflogene Junge, während die Tiere in der Namib erst beim Nestbau waren. Sie können theoretisch durch den Regen zum Brutbeginn angeregt worden sein, doch hatte die Kalahari-Population mit Sicherheit ohne vorausgegangene Regenfälle zu brüten begonnen. Andererseits hatte *Serinus atrogularis* in der Namib aktive, in der Kalahari jedoch noch völlig inaktive Gonaden. Da diese Unterschiede bei beiden Arten durch den Witterungsverlauf der vorausgegangenen Monate kaum erklärbar sind, beruhen sie wahrscheinlich auf einer verschiedenen „Vorgeschichte" der jeweiligen Populationen.

Zusammenfassend läßt sich aussagen, daß viele Vogelarten am Kuiseb River offenbar eine sehr ausgedehnte Brutzeit haben und in ihrer Fortpflanzungsperiodik von einer Vielzahl von Umweltfaktoren beeinflußt werden, von denen jedoch keiner eine derart übermächtige Bedeutung erlangt hat, wie sie beispielsweise den Regenfällen in einigen Trockengebieten Australiens zukommt (Diskussion der möglichen Zeitgeber s. Immelmann 1968). Dieser Unterschied beruht wahrscheinlich auf der Tatsache, daß die Vegetation und damit das Nahrungsangebot als Folge des hohen Grundwasserspiegels sich hier im Jahresverlauf nicht so drastisch ändert, daß die für die Fortpflanzung mögliche Periode daher im ganzen länger ist und daß dementsprechend auch die Abhängigkeit von Zeitgebern geringer und der Anteil eines endogenen Jahresrhythmus dementsprechend größer sein kann.

Abschließend erscheint es erwähnenswert, daß bei mehreren Vogelarten (z. B. *Zosterops, Parisoma*) die gesammelten Exemplare trotz großer und aktiver Gonaden Klein- und/oder Großgefiedermauser zeigten (S. 332 f.). Auch ein Paar von *Pycnonotus*, das ausgeflogene Junge fütterte, mauserte stark. Möglicherweise sind Mauser- und Brutzyklus bei diesen Arten weitgehend unabhängig voneinander, wie es für Tropenvögel mehrfach beschrieben worden ist (Übersicht s. Stresemann 1966).

Zusammenfassung

Das Gebiet um Gobabeb in der zentralen Namib erhielt im September 1965 außergewöhnlich ergiebige Niederschläge (12 mm gegenüber einem Jahresmittel von 5 mm). Mehrtägige Beobachtungen, die 18 Tage nach den Regenfällen begannen, sowie histologische Gonadenuntersuchungen zeigten, daß der Regen das Fortpflanzungs-

geschehen der hier vorkommenden Vogelarten in einem für ein Wüstengebiet erstaunlich geringen Maße beeinflußt hat: Von den drei beobachteten Arten der Sanddünen und Steinflächen kann der Regen nur für eine, von den 17 Arten der trockenen Flußbetten höchstens für 7 Arten die Gonadenreifung im Sinne eines Zeitgebers stimuliert haben. Die Mehrzahl der Vögel hatte bereits vor den Regenfällen zu brüten begonnen. Die ökologischen Ursachen für diese auffälligen Unterschiede zu anderen Trockengebieten werden erörtert.

Summary

In September 1965, the area around Gobabeb in the central Namib Desert, South West Africa, received exceptionally heavy rains (12 mm, as compared with the annual average of 5 mm). Behavioural observations starting 18 days after the onset of the rains as well as histological gonad examinations of the birds collected revealed an amazingly small effect of these rains on the breeding activities of birds: Only one of the three species of the sand dunes and gravel flats, and at best 7 out of 17 species of the dry river beds have possibly been stimulated, while most of the species had already commenced nesting before the rains. This is a remarkable difference to what is known from other desert regions (mainly in Australia). The ecological reasons for these differences are being discussed.

Literatur

Blanchard, B. D. (1941): The White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys*) of the pacific seabord: environment and annual cycle. — Univ. Calif. Publ. Zool. 46, p. 1—178.

Giess, W. (1962): Some notes on the vegetation of the Namib Desert. — Cimbebasia 2, p. 1—35.

Hoesch, W. (1958): Nest und Gelege der Wüstenlerche *Ammomanes grayi*. — J. Orn. 99, p. 426—30.

— und G. Niethammer (1940): Die Vogelwelt Deutsch-Südwestafrikas. — J. Orn., Sonderheft.

Immelmann, K. (1963): Tierische Jahresperiodik in ökologischer Sicht. — Zool. Jb. Syst. 91, p. 91—200.

— (1968): Untersuchungen zur endogenen und exogenen Steuerung der Jahresperiodik afrikanischer Vögel. — Verh. Dtsch. Zool. Ges., Heidelberg 1967; Zool. Anz. Suppl. 31, p. 340—357.

Keast, A., und A. J. Marshall (1954): The influence of drought and rainfall on reproduction in Australian desert birds. — Proc. Zool. Soc. Lond. 124, p. 493—499.

Logan, R. F. (1960): The Central Namib Desert, South West Africa. Foreign Field Research Program, Office of Naval Research, Report No. 9. — Publ. 758, Nat. Acad. Sci., Nat. Res. Council, Washington.

Macdonald, J. D. (1957): Contribution to the ornithology of western South Africa. London.

McLachlan, G. R., und R. Liversidge (1963): Roberts—Birds of South Africa. 2. Auflage. Kapstadt.

Maclean, G. L. (1960): Records from southern South-West Africa. Ostrich 31, p. 49—63.

Moreau, R. E. (1950): The breeding seasons of African birds. Ibis 92, 223—267, p. 419—433.

Niethammer, G., und H. E. Wolters (1966): Kritische Bemerkungen über einige südafrikanische Vögel im Museum A. Koenig, Bonn. — Bonner Zool. Beitr. 17, p. 157—185.

Prozesky, O. P. M. (1963): Ornithological results of the Transvaal Museum Namib expedition May 1959, and the subsequent trip to Sandwich Harbour during January, 1960. — Ostrich 34, p. 78—91.

Rowan, M. K. (1967): A study of the colies of southern Africa. — Ostrich 38, p. 63—115.

Serventy, D. L., und A. J. Marshall (1957): Breeding periodicity in western Australian birds: with an account of unseasonal nestings in 1953 and 1955. — Emu 57, p. 99—126.

Stresemann, E., und V. Stresemann (1967): Die Mauser der Vögel — J. Orn. 10, Sonderheft.

Willoughby, E. J., und T. J. Cade (1967): Drinking habits of birds in the central Namib Desert of South West Africa. — Scient. Pap. Namib Desert Res. Stn., No. 31.

Anschriften der Verfasser: Prof. Dr. K. Immelmann, 33 Braunschweig, Pockelsstraße 10a, Zool. Institut der TU;

Frau G. Immelmann, 33 Braunschweig, Pockelstraße 10a, Zool. Institut der TU.